

# Explorando la distribución de las hormigas en la región Neotropical

Roberto J. Guerrero<sup>1</sup> y Fernando Fernández<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Biólogo. Docente Programa de Biología, Universidad del Magdalena. Carrera 32 # 22-08, Santa Marta (Magdalena, Colombia). robertojoseguerrero@unmagdalena.edu.co. <sup>2</sup> Doctor. Profesor Asistente, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (Colombia). ffernandezca@unal.edu.co

---

**Resumen.** Las hormigas son un grupo de insectos monofilético, que evolucionaron hace más de 130 millones de años. Estos insectos son considerados como ingenieros del ecosistema pues las múltiples interacciones que exhiben son fundamentales para el sostenimiento de muchos procesos ecológicos en los ecosistemas terrestres. Particularmente, las hormigas son muy diversas; esta familia de himenópteros sobrepasa las 12.500 especies. Sin embargo, esta diversidad es inequitativa entre las regiones zoogeográficas. Una de las regiones con mayor riqueza es la región Neotropical; en esta región posee 15 subfamilias (>70%) y más del 40% de todos los géneros conocidos en todo el mundo. Atendiendo a algunas propuestas de delimitación de regiones biogeográficas dentro de la región Neotropical, en esta propuesta se explora la distribución de las hormigas en la región Neotropical. Algunas de esas regiones biogeográficas exhiben una alta diversidad de especies, además de un alto grado de endemismos. Por otra parte, algunos géneros presentan distribuciones disyuntas (*Pogonomyrex*) o muy restringidas (*Martialis*), mientras que otros son de amplia distribución, compartiéndose con otras regiones zoogeográficas. La alta diversidad de especies y la composición diferencial en la región Neotropical sugiere que la estructura de las hormigas neotropicales corresponde en mayor proporción a especies que han evolucionado *in situ*, pero también pueden encontrarse componentes productos de la dispersión.

**Palabras clave:** Biogeografía, endemismos, insectos, Formicidae, hiperdiversidad.

## Introducción

Las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) son insectos que habitan en casi todos los ambientes terrestres excepto en la Tundra, nieves perpetuas y regiones de páramos cubiertos de nieve (Hölldobler y Wilson 1990); además, son un componente conspicuo de la biodiversidad terrestre, reconociéndose una cifra superior a las 12.500 especies (Agosti y Johnson 2005), un número que posiciona a esta familia de insectos como un taxón hiperdiverso. No obstante, su diversidad no sólo radica en el número de especies, sino en la variabilidad de hábitos alimenticios, dominancia en los ecosistemas terrestres sobre todo en bosques tropicales, una amplia gama de simbiontes, complejidad en su comportamiento social (Hölldobler y Wilson 1990), y un registro fósil muy rico (LaPolla *et al.* 2013).

Todas esas cualidades biológicas son exhibidas por una familia monofilética, que evolucionó hace más de 130 millones de años atrás (Brady *et al.* 2006; Moreau *et al.* 2006; Moreau y Bell 2013), y cuya característica morfológica más relevante es la glándula metapleurale, una estructura capaz de producir más de 30 tipos de secreciones variable entre especies (Yek y Muller 2011). Tanto los análisis cladísticos morfológicos (Baroni Urbani *et al.* 1992; Keller 2011) como aquellos análisis moleculares (*e.g.*, Brady *et al.* 2006; Moreau y Bell 2013) respaldan la monofilia de las hormigas, sin embargo, entre análisis se pueden encontrar variantes en la estructura de la topologías.

En esta contribución se exponen datos sobre la riqueza y composición de las hormigas en la región Neotropical; así mismo, se exploran los patrones de distribución y se sugieren procesos que han podido influir en tales patrones. Toda la información utilizada para elucidar el patrón de distribución, fue obtenida de revisiones taxonómicas regionales o locales, análisis filogenéticos, investigaciones ecológicas, entre otros; por lo tanto, los resultados presentados aquí no surgen de la aplicación de métodos biogeográficos sino del análisis condensado de información variada.

### **Tantas hormigas? Algunos números y proporciones**

La alta diversidad de especies de hormigas sobrepasa las 12.700 especies (Bolton *et al.* 2007; Ward 2010), distribuidas en 308 géneros y 21 subfamilias (Bolton *et al.* 2007; Rabeling *et al.* 2008). A pesar de su distribución cosmopolita, la riqueza y composición es desigual entre las diferentes regiones zoogeográficas (Bolton 1995; Fisher 2010); de acuerdo a esto, la región Neotropical es considerada como la de mayor concentración de diversidad (Fisher 2010). En el nivel taxonómico de subfamilia, el Neotrópico posee 15 subfamilias y un grado de endemismo del 19%, muy superior a cualquier otra región zoogeográfica. Así mismo, esta región ocupa el primer lugar en géneros de formícidos, representando *c.a.* 42% del total mundial; además posee el mayor grado de endemismo genéricos entre todas las regiones (Fig. 1), lo cual representa el 17% de todos los géneros reconocidos y casi la mitad de los géneros restringidos a una región, seguida sólo por África con 31 géneros endémicos (Bolton *et al.*, 2007; Fig. 1).

Recientemente, Moreau y Bell (2013) concluyeron que la región Neotropical ha impulsado la evolución de muchas nuevas especies y quizás taxones por encima del rango específico; así mismo, esta ha actuado como un museo al albergar taxones filogenéticamente “viejos”. Analizando la composición de las hormigas a niveles supra-específicos, tales apreciaciones cobran sentido. Existen cuatro subfamilias restringidas a toda América: Agroecomyrmecinae, Ecitoninae, Leptanilloidinae y Martialinae (Tabla 1). Exceptuando a Ecitoninae, el resto de las subfamilias son exclusivas de la región Neotropical, limitando su distribución hasta el extremo sur de México. Por otra parte, algunos géneros de la fauna de hormigas del Neotrópico se comparten en gran proporción con la región Neártica y la Indo-australiana. Por el contrario, hay muy poco en común con la región Paleártica y ningún grupo endémico entre las dos regiones. Tampoco se comparten géneros de manera exclusiva con el continente africano, ya que estos corresponden a géneros

ampliamente distribuidos entre las regiones tropicales (e.g., *Sphinctomyrmex*; Guénard *et al.* 2010).

**Tabla 1.** Lista de las subfamilias y géneros de hormigas distribuidas en la región Neotropical.

Subfamilia	Género
Agroecomyrmecinae	<i>Tatuidris</i>
Amblyoponinae	<i>Stigmatomma</i> , <i>Paraprionopelta</i> , <i>Prionopelta</i>
Cerapachyinae	<i>Acanthosticus</i> , <i>Cerapachys</i> , <i>Cylindromyrmex</i> , <i>Sphinctomyrmex</i>
Dolichoderinae	<i>Anillidris</i> , <i>Azteca</i> , <i>Bothriomyrmex</i> , <i>Dolichoderus</i> , <i>Dorymyrmex</i> , <i>Forelius</i> , <i>Gracilidris</i> , <i>Linepithema</i> , <i>Liometopum</i> , <i>Tapinoma</i> , <i>Technomyrmex</i>
Ecitoninae	<i>Cheliomyrmex</i> , <i>Eciton</i> , <i>Labidus</i> , <i>Neivamyrmex</i> , <i>Nomamyrmex</i>
Ectatomminae	<i>Ectatomma</i> , <i>Gnamptogeny</i> , <i>Typhlomyrmex</i>
Formicinae	<i>Acropyga</i> , <i>Brachymyrmex</i> , <i>Camponotus</i> , <i>Formica</i> , <i>Gigantiops</i> , <i>Lasiophanes</i> , <i>Lasius</i> , <i>Myrmecosistus</i> , <i>Myrmelachista</i> , <i>Nylanderia</i> , <i>Paratrechina</i> , <i>Polyrachis</i> , <i>Prenolepis</i>
Heteroponerinae	<i>Acanthoponera</i> , <i>Heteroponera</i>
Leptanilloidinae	<i>Amyrmex</i> , <i>Asphinctanilloides</i> , <i>Leptanilloides</i>
Martialinae	<i>Martialis</i>
Myrmicinae	<i>Acanthognathus</i> , <i>Acromyrmex</i> , <i>Adelomyrmex</i> , <i>Allomerus</i> , <i>Aphaenogaster</i> , <i>Apterostigma</i> , <i>Atta</i> , <i>Bariamyrmex</i> , <i>Basiceros</i> , <i>Blepharidatta</i> , <i>Cardiocondyla</i> , <i>Carebara</i> , <i>Carebarella</i> , <i>Cephalotes</i> , <i>Crematogaster</i> , <i>Cryptomyrmex</i> , <i>Cyphomyrmex</i> , <i>Daceton</i> , <i>Diaphoromyrma</i> , <i>Eurhopalothrix</i> , <i>Formicoxenus</i> , <i>Hylomyrma</i> , <i>Kalathomyrmex</i> , <i>Lachnomyrmex</i> , <i>Lenomyrmex</i> , <i>Leptothorax</i> , <i>Megalomyrmex</i> , <i>Messor</i> , <i>Monomorium</i> , <i>Mycetagoicus</i> , <i>Mycetarotes</i> , <i>Mycetophylax</i> , <i>Mycetosoritis</i> , <i>Mycocepurus</i> , <i>Myrmecina</i> , <i>Myrmica</i> , <i>Myrmicocrypta</i> , <i>Nesomyrmex</i> , <i>Ochetomyrmex</i> , <i>Octostruma</i> , <i>Oxyepoecus</i> , <i>Paramycetophylax</i> , <i>Perissomyrmex</i> , <i>Phalacromyrmex</i> , <i>Pheidole</i> , <i>Pogonomyrmex</i> , <i>Procryptocerus</i> , <i>Protalaridris</i> , <i>Pseudoatta</i> , <i>Rhopalothrix</i> , <i>Rogeria</i> , <i>Sericomyrmex</i> , <i>Solenopsis</i> , <i>Stegomyrmex</i> , <i>Stenamma</i> , <i>Strumigenys</i> , <i>Talaridris</i> , <i>Temnothorax</i> , <i>Tetramorium</i> , <i>Trachymyrmex</i> , <i>Tranopelta</i> , <i>Tropidomyrmex</i> , <i>Wasmannia</i> , <i>Xenomyrmex</i>
Paraponerinae	<i>Paraponera</i>
Ponerinae	<i>Anochetus</i> , <i>Belonopelta</i> , <i>Centromyrmex</i> , <i>Cryptopone</i> , <i>Dinoponera</i> , <i>Hypoconera</i> , <i>Leptogenys</i> , <i>Odontomachus</i> , <i>Pachycondyla</i> , <i>Platythyrea</i> , <i>Simopelta</i> , <i>Thaumatomyrmex</i>
Proceratiinae	<i>Discothyrea</i> , <i>Probolomyrmex</i> , <i>Proceratium</i>
Pseudomyrmecinae	<i>Myrcidris</i> , <i>Pseudomyrmex</i>

### Explorando patrones de distribución en la región Neotropical

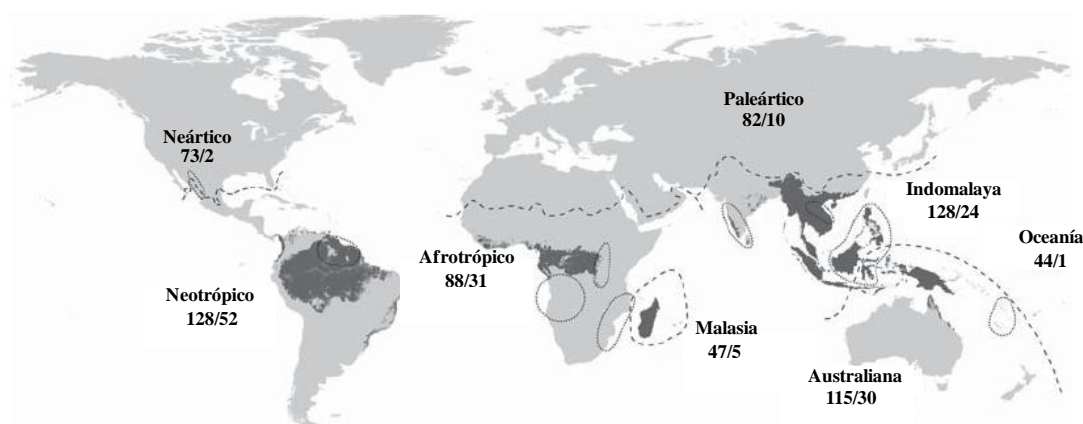
A continuación se proponen algunas áreas del Neotrópico que se perfilan como lugares con una diversidad (o endemismos) mayor que las áreas circundantes, todo referido a Formicidae (Fig. 3). Las fuentes principales de información sobre la distribución de hormigas son revisiones taxonómicas (*e.g.*, Bolton 2000; Cuzzo 2000). Las regiones corresponden al esquema de Morrone (2001) y algunas apreciaciones de Lattke (2003). Además, se incluyen datos sobre la fauna Neártica ya que varios taxones de hormigas de América del Norte, han extendido su ámbito de distribución hasta el Neotrópico.

Para iniciar, las hormigas repletas del género *Myrmecocystus*, el cual es típico de América del Norte, extiende su límite meridional hasta el altiplano mexicano (Snelling 1976). *Aphaenogaster* es más diverso en la región Paleártica (77 especies) y Neártica (19 especies) pero existen ocho especies en el Neotrópico; la mayor diversidad está en Centroamérica, pero algunas especies registradas para Colombia (Fernández *et al.* 1996) y Venezuela (Guénard *et al.* 2010). Otro componente muy importante es el género *Stenamma*, que cuenta con 17 especies descritas para la región Neártica y 40 especies Neotropicales distribuidas desde Centroamérica (mayor diversidad, >30 especies) hasta Colombia y Ecuador (Branstetter 2009, 2013); es posible que *Stenamma* haya “prosperado” evolutivamente debido a la afinidad con climas de bosques nublados de montaña, las cuales presentan condiciones climáticas parecidas a la de regiones templadas (Longino y Hanson 1995). *Formica*, un taxón típicamente holártico, está representando en la región Neotropical por seis especies, incluyendo algunas especies del grupo *fusca* cuya distribución llega hasta Veracruz, México (Francoeur 1973).

La fauna de hormigas chilena es muy pobre en comparación con el resto de la fauna latinoamericana; Chile, sólo presenta un 10% de los géneros de Suramérica (Snelling y Hunt 1975). Algunos componentes ausentes de tierras chilenas son la subfamilia Ecitoninae, las tribus Attini, Cephalotini y Dacetini y el género *Crematogaster*, taxones Myrmicinae muy comunes en otras áreas de la región Neotropical. A pesar de esto, esta región posee un número nada despreciable de especies endémicas, casi el 55% de 62 especies (Snelling y Hunt 1975). Por otra parte, existe una afinidad mirmecofaunística con Argentina, pero algunas especies son más cercanas con otras regiones zoogeográficas; por ejemplo, el pariente más cercano de *Monomorium denticulatus* (Heterick 2001) habita en Australia. El género *Lasiophanes*, endémico a Chile y Argentina, es el único grupo americano dentro de la Tribu Melophorini (Bolton 1995), donde los demás miembros son casi exclusivamente australianos, exceptuando algunas especies esparcidas en Nueva Guinea y Nueva Zelanda (Shattuck 1999).

Una región Neotropical *sensu stricto* corresponde al trópico americano, desde el norte de México hasta el centro de la Argentina (Morrone 2001). Tomando a América Central como base del análisis, algunos géneros como *Apterostigma*, *Blepharidatta*, *Eciton*, *Lachnomyrmex*, *Myrmicocrypta*, *Octostruma*, *Platythyrea* y *Typhlomyrmex*, alcanzan su límite septentrional en los alrededores de Veracruz (sur de México). Especies endémicas registradas para esta zona

corresponden a *Acromyrmex*, *Adelomyrmex*, *Apterostigma*, *Basiceros*, *Belonopelta*, *Cyphomyrmex*, *Pogonomyrmex*, *Pseudomyrmex*, *Pyramica*, *Rogeria*, *Sericomyrmex*, *Stenamma*, *Strumigenys*, *Trachymyrmex*, entre otros. El género *Adelomyrmex* tiene mayor diversidad de especies en Centroamérica que en Suramérica (Fernández 2003). Otros géneros restringidos a Costa Rica son *Perissomyrmex* (Longino y Hartley 1995) y *Bothriomyrmex* (Dubovikoff y Longino 2004). De acuerdo a los datos de distribución, la fauna de hormigas parece ser mayoritariamente de origen suramericano con algunos elementos derivados de la región Paleártica (e.g., *Bothriomyrmex* y *Perissomyrmex*).



**Figura 1.** Número de géneros nativos y endémicos en las diferentes regiones Biogeográficas del mundo. Los límites están indicados por las líneas punteadas largas. Tomado y modificado de Fisher (2010).

Observando en el Caribe (Antillas mayores y menores), la fauna es pobre y no hay géneros endémicos de hormigas, pero al igual que Chile los endemismos a nivel de especies son proporcionalmente altos. La fauna cubana tiene casi el 50% de especies de hormigas endémicas a la isla y La Española tiene un 36% de especies endémicas (Wilson 1988). La fauna muestra una afinidad con América del Sur, excepto por algunos elementos como *Aphaenogaster* con una especie en La Española además de fósiles en ámbar. La explicación de la relación de estas islas con la fauna suramericana esta aunada a la existencia de una conexión terrestre con el norte de Suramérica durante el Eoceno Tardío-Oligoceno Temprano (Iturralde-Vinent y MacPhee 1999). Sin embargo, es posible que procesos dispersalistas desde el sur de Norteamérica hayan hecho “mella” en la composición de la fauna caribeña. La dispersión entre las islas podría ejemplificarse con la hormiga cultivadora de hongos *Mycocepurus smithii*, que se encuentra muy difundida por las playas del Caribe (Lattke 2003).

Una región interesante debido a su alta heterogeneidad corresponde al Chocó, la cual abarca desde Costa Rica hasta Ecuador, incluyendo occidente del istmo de Panamá, Chocó, Magdalena, Cauca y occidente de Ecuador (Morrone 2001). Hay especies endémicas en los

géneros *Anochetus*, *Atta*, *Belonopelta*, *Carebabra*, *Cephalotes*, *Crematogaster*, *Dolichoderus*, *Eciton*, *Gnamptogenys*, *Leptanilloides*, *Leptogenys*, *Megalomyrmex*, *Odontomachus*, *Pachycondyla*, *Pheidole*, *Pogonomyrmex*, *Probolomyrmex*, *Pseudomyrmex*, *Pyramica*, *Simopelta*, *Stenamma*, *Strumigenys*, *Stegomyrmex* y *Technomyrmex*. Dos géneros endémicos, *Lenomyrmex*, distribuidos desde Panamá hasta Ecuador (Fernández y Palacio 1999), y *Protalaridris*, conocido en Colombia y Ecuador (Brown 1980a, b). Así mismo, esta zona alberga a las dos únicas especies del género *Technomyrmex* (*T. fulvus* y *T. gorgona*; Fernández y Guerrero 2008), el cual concentra su diversidad en la región Indo-Malaya (Bolton *et al.* 2007). En el Chocó se encuentran que más de la mitad de las especies americanas de *Gnamptogenys* están presentes en Colombia y Ecuador (Lattke *et al.* 2007). La riqueza de especies en *Apterostigma* también tiene un pico en esta zona (Lattke 1997).

Brasil es uno de los países con una fauna de hormigas impresionante. Tal vez su vasta extensión de tierra y heterogeneidad de paisajes ha permitido la evolución de tan alta diversidad de especies. Al analizar la región del bosque atlántico brasileño (SE de Brasil) surgen datos interesantes. Por ejemplo, existen dos especies de *Sphinctomyrmex*, un género que registra dos especies en África, tres en la región oriental e Indoaustraliana y 16 en Australia (Bolton 1995); la distribución tan discontinua sugiere que *Sphinctomyrmex* en América podría ser de origen gondwánico o un caso de dispersión transatlántica (Lattke 2003). Asimismo, la única especie americana de Phalacromyrmecini, *Phalacromyrmex fugax*, habita al SE de Brasil.

La cuenca Orinoco-Amazonas, incluye muchos accidentes topográficos como el Escudo Guayanés y no menos de 10 provincias (Morrone 2001). Actualmente se tienen muchos registros de géneros endémicos como *Asphinctanilloides*, *Daceton*, *Gigantiops*, *Martialis*, *Mycetarotes* y *Myrcidris*. Además, un alto número de especies endémicas en *Acanthostichus*, *Anochetus*, *Apterostigma*, *Basiceros*, *Cephalotes*, *Crematogaster*, *Cylindromyrmex*, *Dinoponera*, *Dolichoderus*, *Gnamptogenys*, *Megalomyrmex*, *Ochetomyrmex*, *Octostruma*, *Odontomachus*, *Pseudomyrmex*, *Pyramica*, *Strumigenys* y *Trachymyrmex*.

### ¿Por qué estos patrones?

Una de las hipótesis que intenta explicar estos patrones de diversidad, se basa en los cambios climáticos cíclicos asociados a las glaciaciones del Pleistoceno, que redujeron significativamente las selvas, dejando algunos remanentes boscosos que sirvieron de refugios ecológicamente aptos y propicios para los procesos de especiación. Ward (1999) postula diferentes eventos de especiación previos al Pleistoceno en el grupo *viduus* de *Pseudomyrmex* que está distribuido en la cuenca amazónica. También podría sugerirse la dispersión a través de las sabanas y zonas áridas, como áreas potencialmente útiles para aquellos corredores especies adaptadas a tales condiciones extremas; por ejemplo, algunas especies de *Dorymyrmex* que anidan en arena (Cuezzo y Guerrero 2012).

Las Orogenias también han favorecido la diversificación de la fauna de hormigas, tanto por sus efectos vicariantes como por sus efectos sobre el clima regional. El levantamiento de los Andes dividió la fauna a ambos lados y también separó poblaciones entre los múltiples valles andinos, notándose este efecto más en el norte donde el levantamiento fue más reciente que en el sur. Esto se ejemplifica con la cuenca alta del Amazonas y también en el Chocó y la cordillera Occidental de Colombia. Las montañas en el Chocó no son demasiada altas, no hay picos nevados, y están dentro de uno de los sitios con mayor pluviosidad conocido y una de las más ricas en especies vegetales. La división de faunas por la cordillera andina se refleja en las especies hermanas *Apterostigma carinatum* y *A. tropicoxa* (Lattke 1997). La primera está distribuida desde el noreste peruano hasta el noreste brasileño, y la segunda especie se conoce del suroeste colombiano (Lattke 2003).

## Conclusión

El patrón de distribución de la fauna de hormigas en la región Neotropical no es homogéneo. Algunos géneros como *Forelius* y *Pogonomyrmex* exhiben distribuciones disjuntas, con altas concentraciones de especies hacia el cono sur de América del Sur y las zonas áridas sureñas de la región Neártica; ambos géneros evidentemente han “saltado” la humedad del Amazonas, estableciéndose en zonas áridas tanto caliente como frías (Guerrero y Fernández 2008). Por otro lado, algunas subfamilias, géneros y muchas especies, se restringen a zonas Neotropicales con características ecológicas interesantes. Por ejemplo, el Chocó que alberga representantes paleárticos como *Technomyrmex* (Fernández y Guerrero 2008), o el Amazonas brasileño, región donde habita *Martialis heureka* (Martialinae), uno de los hallazgos más recientes e “inesperados” en la mirmecología, que ha conllevado a replantear las hipótesis sobre la evolución de las hormigas modernas; si esta hormiga es o no el linaje hermano al resto de las hormigas, es un aspecto importante por resolver, sin embargo, independiente de ese aspecto, la región Neotropical ha sido relevante para la diversificación de las hormigas modernas, puesto que durante la evolución de este grupo de insectos ha actuado como un centro de diversificación, donde proporcionalmente surgen más especies de las que pueden extinguirse de manera natural, y como un centro donde a lo largo del tiempo evolutivo se han acumulado especies muy viejas (Moreau y Bell 2013)

## Literatura citada

- AGOSTI, D.; JOHNSON, N. F. Editors. 2005. [www.antbase.org](http://www.antbase.org). Fecha última revisión: 13 septiembre 2001. Fecha último acceso: [10 mayo 2013]
- BARONI URBANI, C.; BOLTON, B.; WARD, P. S. 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 17: 301-329.
- BOLTON, B. 1995. A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 29: 1037-1056.

- BOLTON, B. 2000. The ant tribe Dacetini Memoirs of the American Entomological Institute 65: 1-1028.
- BOLTON, B.; ALPERT, G.; WARD, P. S.; NASRECKI, P. 2007. Bolton's Catalogue of Ants of the World. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, CD-ROM.
- BRADY, S. G., FISHER, B. L.; SCHULTZ, T. R.; WARD, P. S. 2006. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 103: 18172-18177 p.
- BRANSTETTER, M. G. 2009. The ant genus *Stenamma* Westwood (Hymenoptera: Formicidae) redefined, with a description of a new genus *Propodilobus*. *Zootaxa* 2221: 41-58.
- BRANSTETTER, M. G. 2013. Revision of the Middle American clade of the ant genus *Stenamma* Westwood (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae). *ZooKeys* 295: 1-277.
- CUEZZO, F. 2000. Revisión del género *Forelius* (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae). *Sociobiology* 35: 197-277.
- CUEZZO, F.; GUERRERO, R. J. 2012. The ant genus *Dorymyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae) in Colombia. *Psyche* doi:10.1155/2012/516058.
- DUBOVIKOFF, D. A.; LONGINO, J. T. 2004. A new species of the genus *Bothriomyrmex* Emery, 1869 (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae) from Costa Rica. *Zootaxa* 776: 1-10.
- FERNÁNDEZ, F. 2003. Revision of the myrmicine ants of the *Adelomyrmex* genus-group (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa* 361: 1-5.
- FERNÁNDEZ, F.; GUERRERO, R. J. 2008. *Technomyrmex* (Formicidae: Dolichoderinae) in the New World: synopsis and description of a new species. *Revista Colombiana de Entomología* 34: 110-115.
- FERNÁNDEZ, F.; PALACIO, E. E. 1999. *Lenomyrmex*, an enigmatic new ant genus from the Neotropical Region (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Systematic Entomology* 24: 7-16.
- FISHER, B. L. 2010. Biogeography. pp.: 3-17. En: Lach, L; Parr, C.L.; Abbott, K. L. (Eds.). *Ant Ecology*. Oxford University press, Nueva York, EEUU. 402 p.
- FRANCOEUR, A. 1973. Révision taxonomique des espèces néartique du groupe *fusca*, genre *Formica* (Formicidae, Hymenoptera). *Mémoires de la Société Entomologique du Québec* 3:1-316.
- GUÉNARD, B.; WEISER, M. D.; DUNN, R. R. 2010. Ant Genera of the World. [http://www.antmacroecology.org/ant\\_genera/index.html](http://www.antmacroecology.org/ant_genera/index.html). Fecha última revisión: 01 enero 2001. Fecha último acceso: [10 de mayo de 2013]
- GUERRERO, R.; FERNÁNDEZ, F. 2008. A new species of the ant genus (Formicidae: Dolichoderinae) from the dry forest of Colombia. *Zootaxa* 1958: 51-60.
- HETERICK, B. E. 2001. Revision of the Australian ants of the genus *Monomorium* (Hymenoptera: Formicidae). *Invertebrate Taxonomy* 15: 353-459.
- HÖLLDOBLER, B. y WILSON, E. O. 1990. The ants. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, EEUU. 732 p.
- ITURRALDE-VINENT, M. A.; MACPHEE, R. D. 1999. Paleogeography of the Caribbean Region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 238: 1-95.
- KELLER, R. A. 2011. A phylogenetic analysis of ant morphology (Hymenoptera: Formicidae) with special reference to the poneromorph subfamilies. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 355: 1-90.



- LAPOLLA, J. S., DLUSSKY, G. M.; PERRICHOT, V. 2013. Ants and the fossil record. *Annual Review of Entomology*, 58: 609-630.
- LATTKE, J. E. 1997. Revisión del Género *Apterostigma* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Arquivos de Zoologia (São Paulo)* 34: 121-221.
- LATTKE, J. E. 2003. Biogeografía de las hormigas Neotropicales. Pp: 65-87. En: Fernández, F. (Ed.). *Introducción a las Hormigas de la región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 398 p.
- LATTKE, J. E.; FERNÁNDEZ, F.; PALACIO, E. E. 2007. Identification of the species of *Gnamptogenys* Roger in the Americas, pp. 254-270. En: R. R Snelling; Fisher, B. L.; Ward, P. S. (Eds.). *Advances in ant systematics (Hymenoptera: Formicidae): Homage to E. O. Wilson – 50 years of contributions*. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 80 p.
- LONGINO, J.; HANSON, P. 1995. The ants (Formicidae). Pp. 588-620. En: P. Hanson y I. Gauld (Eds.). *The Hymenoptera of Costa Rica*. Oxford University Press, Nueva York, EEUU. 920 p.
- LONGINO, J.; HARTLEY, D. 1994. *Perissomyrmex snyderi* (Hymenoptera: Formicidae) is native to Central America and exhibits worker polymorphism. *Psyche* 101: 195-202.
- MORRONE, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. *Manuales & Tesis SEA, N° 3*, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, España. 148 p.
- MOREAU, C. S.; BELL, C. D.; Vila, R.; ARCHIBALD, S. B.; PIERCE, N. E.. 2006. Phylogeny of the ants: Diversification in the age of angiosperms. *Science*, 312:101-104.
- MOREAU, C. S.; BELL, C. D. 2013. Testing the museum versus cradle tropical biological diversity hypothesis: phylogeny, diversification, and ancestral biogeographic range evolution of the ants. *Evolution* doi:10.1111/evo. 12105.
- RABELING, C.; BROWN, J. M.; VERHAAGH, M. 2008. Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105: 14913-14917.
- SHATTUCK, S. 1999. *Australian ants, their biology and identification*. C.S.I.R.O Publishing, Victoria, Australia. 226 p.
- SNELLING, R. 1976. A revision of the honey ants, genus *Myrmecocystus* (Hymenoptera: Formicidae). *Natural History Museum of Los Angeles County Museum Bulletin* 24: 1-163.
- SNELLING, R.; HUNT, J. 1975. The ants of Chile (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Chilena de Entomología* 9: 63-129.
- WILSON, E. O. 1988. The biogeography of West Indian ants (Hymenoptera: Formicidae). Pp.: 214-230. En: Liebherr, J. K. (Ed.). *Zoogeography of Caribbean insects*. Cornell University Press, Ithaca, EEUU. 304 p.
- YEK, S. H.; MUELLER, U. G. 2011. The metapleural gland of ants. *Biological Reviews*, 86: 774-791. doi: 10.1111/j.1469-185X.2010.00170.x